Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 191—207	Bonn, Mai 1995

Hemisus marmoratus (Peters, 1854) (Anura: Hemisotidae), Fortpflanzungsstrategien eines Savannenfrosches

Mark-Oliver Rödel, Marko Spieler, Karsten Grabow & Christoph Böckheler

Abstract. *Hemisus marmoratus* uses a breeding chamber for eggs and early tadpole stages. As some nests are even made before the beginning of the rainy season, *Hemisus*-tadpoles are the first tadpoles arriving in the temporary ponds. Thus they have a developmental advantage to tadpoles of other species and to predators. The time tadpoles spend in their nest is variable. So they may be able to react on the not forseeable rainfalls of their savanna habitat. Despite the channel theory of Wager (1986) our observations speak for additional strategies of the tadpoles reaching water. These may be transport by the mother, sliding on wet soil down to water or floating of the breeding chambers. The use of a certain strategy may depend on habitat structure. Beside these reproductive observations we give further data on activity, food and larval development.

Key words. *Hemisus marmoratus sudanensis*, Hemisotidae, Ivory Coast, reproduction strategy, parental care, savanna habitat.

Einleitung

Die Verlagerung eines Teils des Larvallebens auf terrestrische Biotope wird allgemein als Anpassung zur Reduktion des Prädations- und Konkurrenzdruckes gedeutet (Lamotte & Lescure 1977, Duellman & Trueb 1986). Mit der Verlegung früher Kaulquappenstadien in terrestrische unterirdische Brutkammern (Abb. 1) verfolgen die Schaufelnasenfrösche (Hemisotidae), neben den sich direkt entwickelnden Arthroleptidae, als einzige unter den afrikanischen Anuren diese Strategie (Wager 1986, Amiet 1989).

Angaben zur Biologie von *Hemisus marmoratus* beschränken sich meist auf die von Wager publizierten Daten zur Fortpflanzung (1929, 1952, 1958, 1986). Nach Wager verlassen die Quappen die Brutkammer über einen vom Weibchen gegrabenen Tunnel, der ins Gewässer führt. Diese Angaben sind von späteren Autoren nahezu wörtlich übernommen worden (z. B. Salthe & Mecham 1974, Duellman & Trueb 1986, Obst et al. 1984, Lambiris 1989).

Unsere nachfolgend geschilderten Beobachtungen aus der westafrikanischen Savanne zeigen, daß sowohl die schwer kalkulierbaren Niederschläge als auch die unterschiedlichen geomorphologischen Gegebenheiten in diesem Lebensraum die Art zwangen, unterschiedliche Strategien zu entwickeln.

Das Untersuchungsgebiet

Der Comoé-Nationalpark liegt im Nordosten der Elfenbeinküste zwischen 8° 5'—9° 6' N und 3° 1'—4° 4' W (Kronberg 1979, Mühlenberg & Steinhauer 1981, Porembski 1991). Das Untersuchungsgebiet (8° 45' N—3° 47' W; ca. 250 m NN) ist auf die Guinea-Savanne im Süden des Parks beschränkt. Landschaftsprägend ist hier eine lockere Busch-Baumsavanne, in der mosaikartig eingestreute Inselwälder zu finden sind. Die Flußufer sind mit unterschiedlich breiten Galeriewäldern bewachsen.

Klimatisch ist das Gebiet durch ausgeprägte Regen- und Trockenzeiten gekennzeichnet, deren Beginn von Jahr zu Jahr variieren kann. In der etwa von April bis Oktober dauernden

Regenzeit fallen zwischen 1100 und 1700 mm Niederschlag, wobei das Maximum meist im August/September liegt und der Juli gewöhnlich der trockenste Monat der Regenzeit ist. In der Regenzeit entsteht in der Savanne eine große Zahl meist flacher Gewässer von einem bis mehreren hundert m² Oberfläche. Während der von November bis März dauernden Trockenzeit, mit durchschnittlich weniger als 50 mm Niederschlag (Kronberg 1979), enthalten lediglich die Flußläufe Wasser. Für detaillierte Angaben zur Geographie, Geologie, Klima und Vegetation sei auf die oben angegebene Literatur verwiesen.

Material und Methoden

H. marmoratus gehört zur Familie der Schaufelnasenfrösche (Frost & Savage 1987), die eine Gattung mit 8 Arten (Frost 1985, Duellman & Trueb 1986, Duellman 1993) enthält und auf das tropische und subtropische Afrika südlich der Sahara beschränkt ist (Savage 1973). Diese Spezies ist mit 3 bis 5 Unterarten (Laurent 1972, Frost 1985) in den Savannen weitverbreitet (z. B. Loveridge 1942, Guibe & Lamotte 1958, Perret 1966, Schiotz 1967, 1969, Broadley 1971, Passmore & Carruthers 1979, Joger 1990).

Fast alle Beobachtungen wurden während der Regenzeit gemacht, und zwar 1992 von März bis September und 1993 von März bis August.

1992 gelangen uns die meisten Adultbeobachtungen nur zufällig. 1993 umzäunten wir deshalb vom 2. April bis zum 7. Juni ein Gewässer teilweise mit drei je 8 m langen Fangzäunen. Der ca. 30 x 2 m lange Tümpel war so zu etwa einem Drittel umzäunt. An- und abwandernde Tiere fielen in beidseitig vom Zaun vergrabene Plastikeimer mit Fangtrichtern aus Aluminium. Alle Eimer wurden einmal nachts und am frühen Morgen kontrolliert. Die dabei gewonnenen Daten sollten Aufschluß über das An- und Abwanderverhalten der Adulten und der frisch metamorphosierten Jungtiere geben.

Im Galeriewald eines Nebenflusses des Comoé fanden wir in beiden Jahren regelmäßig Weibchen mit Nestern. Temperatur- und Feuchtemessungen im Nest erfolgten mit einem Datenlogger (Grant Squirrel 4800). Bei einigen Nestern (2—7) (Tab. 4) versuchten wir durch Abdecken der Brutkammern mit Petrischalen und darauf gelegten Rindenstücken und Erde ein Sichtfenster zu konstruieren, um die Tiere so leichter und störungsfreier kontrollieren zu können. Die meisten Weibchen verschwanden nach diesen Eingriffen (Nester 2—5) oder verschmierten die durchsichtige Plastikabdeckung von innen mit Erde (7). Nur bei Nest 6 war diese Methode teilweise erfolgreich. Die Nester 8—10 wurden großflächig ausgegraben und in Plastikwannen (40 x 30 x 20 cm, L x B x H) gelegt. Auch hier verließ ein Weibchen das Nest (8). Um die Eier feucht zu halten, wurde es durch Schaumstoff ersetzt. Zusätzlich fingen wir zwei Pärchen von *H. marmoratus*, die wir in die bereits beschriebenen Wannen setzten. In allen Wannen waren Wasserteile für die Quappen vorhanden. Durch künstliche Beregnung versuchten wir die Eiablagen zu stimulieren. Dies gelang uns in beiden Fällen. Von allen Gelegen entwickelten sich nur drei bis zu freischwimmenden Quappen (1, 8, 9). Um zu prüfen, ob das Weibchen zur Wasserversorgung oder zur Ernährung der Larven durch Körpersekrete notwendig ist, entnahmen wir aus Nest 1 Quappen und zogen sie ohne Fütterung separat auf. Die Meßdaten dieser Tiere wurden mit denen der beim Weibchen verbliebenen Larven verglichen. Den gleichen Ansatz verfolgten wir mit Nest 8, wobei das Weibchen hier, wie bereits erwähnt, durch Schaumstoff ersetzt war. Ernährt wurden die Frösche in den Wannen mit Termiten der Gattung *Macrotermes*.

Für die Längenmessungen der Tiere wurden mechanische und elektronische Schieblehren mit einer Meßgenauigkeit von 0,1 mm verwendet. Das Gewicht der Adulten, der Quappen und der Eier bestimmten wir nach vorherigem Abtrocknen auf Papier mittels einer Laborwaage (Ohaus CT 10, ±0,002 g). Für die Sektion der Tiere zur Bestimmung der Darminhalte, der Ovarienreife und der Eizahlen wurden die Frösche in einer Weithalsflasche mit Chlorbutol-Dampf (Schiotz 1969) abgetötet. Adulte Tiere wurden nach der Untersuchung in 70 % Alkohol, Kaulquappen in 4 % Formol-Lösung konserviert. Nach Abschluß aller Untersuchungen werden die Tiere in den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart und des Museums Alexander Koenig in Bonn inventarisiert.



Abb. 1: *Hemisus marmoratus*-Weibchen auf frisch geschlüpften Larven.

Ergebnisse

Größe und Gewichte adulter Tiere

Im Comoé-Park lebt, nach den diagnostischen Merkmalen bei Laurent (1972), *H. marmoratus sudanensis* (Steindachner, 1863). Weibchen ($\bar{x}$ = 3,95 cm ±0,2, N = 13) waren stets größer und schwerer ($\bar{x}$ = 8,5 g ±1,7, N = 13) als die Männchen ($\bar{x}$ = 2,73 cm ±0,22, N = 18; $\bar{x}$ = 2,8 g ±0,88, N = 13) (Tab. 1). Weibchen mit ablagereifen Eiern ($\bar{x}$ = 9,2 g ±1,4, N = 10) sind deutlich schwerer als solche ohne reife Ovarien ($\bar{x}$ = 6 g ±0,26, N = 3).

Nahrungsgrundlage

1993 haben wir 6 Männchen und 4 Weibchen seziert und auf Magen- und Darminhalte untersucht. Die Verdauungstrakte dreier Männchen (Nr. 2, 15, 17) und aller Weibchen waren leer. Letztere fingen wir bei der Anwanderung an einen Tümpel, bzw. in ihren Bruthöhlen. Im Magen von Nr. 6 fanden wir eine 3,5 mm lange Ameise. Der Magen von Nr. 7 enthielt drei 7 mm lange Termitensoldaten und zwei 5,5 mm lange Termitenarbeiter. Der Magen von Nr. 12 war so weit gedehnt, daß er fast das gesamte Peritoneum ausfüllte. Er enthielt 13 Soldaten und 113 Arbeiter der Termite *Odontotermes pauperans* (Durchschnittsgröße 4 mm).

Bei einem Fütterungsexperiment beobachteten wir, wie *H. marmoratus* mit seiner verhärteten Schnauzenregion Termitengänge freilegte. Die durch die Störung alarmierten Termiten wurden durch regelmäßiges Ausfahren der langen, schmalen Zunge aufgenommen. Die Schnauze wurde dabei tief in die Gänge gepreßt.

Lebensraum und Aktivität

Tiere fanden wir oberirdisch vorwiegend nachts meist kurz vor, während und nach Niederschlägen, vereinzelt aber auch in den Perioden zwischen den Regenfällen, auf dem Savannen- oder Galeriewaldboden. Im Terrarium gehaltene Tiere verließen nur nach Beregnung das Erdreich. An einem regenlosen Tag fanden wir ein Männchen (Nr. 6) tagaktiv in der Laubstreu des Galeriewaldes.

Tabelle 1: Körperlängen (KL) und Gewichte von 31 adulten *Hemisus marmoratus sudanensis* aus dem Comoé-Park. Bei Weibchen ist angegeben, ob diese weitentwickelte Eier besaßen.

Nr.	Geschlecht	KL (mm)	Gewicht (g)	Eier
1	♂	2.29	1.3	
2	♂	2.52	—	
3	♂	2.55	1.9	
4	♂	2.56	2.9	
5	♂	2.56	2.8	
6	♂	2.60	2.1	
7	♂	2.64	—	
8	♂	2.66	2.5	
9	♂	2.66	3.0	
10	♂	2.68	2.5	
11	♂	2.70	3.0	
12	♂	2.85	—	
13	♂	2.89	3.0	
14	♂	2.90	3.5	
15	♂	2.90	—	
16	♂	3.00	3.0	
17	♂	3.10	—	
18	♂	3.14	5.0	
19	♀	3.69	7.8	+
20	♀	3.71	5.8	—
21	♀	3.72	7.7	+
22	♀	3.79	5.9	—
23	♀	3.86	9.0	+
24	♀	3.89	10.5	+
25	♀	3.90	6.3	—
26	♀	3.95	9.2	+
27	♀	4.00	8.8	+
28	♀	4.12	9.0	+
29	♀	4.14	10.5	+
30	♀	4.20	12.0	+
31	♀	4.34	7.6	+

An einer Sandentnahmestelle in der Savanne gruben wir 5 Männchen in bis zu einem Meter Tiefe aus. Da dies meist in der ausgehenden Trockenzeit (Anfang April) geschah, glauben wir, daß die Tiere hier aestivierten. Viele andere Tiere entdeckten wir in der Regenzeit im Galeriewald unter umgefallenen Bäumen maximal 4 Zentimeter unter der Erdoberfläche (Abb. 2, Tab. 4).

Die zwischen dem 2. 4.—30. 5. 1993 gemachten Fallenfänge sowie Einzelbeobachtungen späterer Zeitpunkte zeigen, daß beide Geschlechter während der gesamten Regenzeit verstärkt nach Regenfällen wandern. Bestätigt wird dies auch durch das kontinuierliche Auftreten von frühen Quappenstadien bis in den August hinein.

Rufaktivität: Mehrfach hörten wir nach Regenfällen und künstlichem Beregnen bei den in Gefangenschaft gehaltenen Tieren den leisen, grillenähnlichen Paarungsruf (Schiotz 1964, Wager 1965, Passmore & Carruthers 1979). Dabei riefen die Männchen sowohl oberirdisch als auch aus ihren unterirdischen Verstecken.



Abb. 2: Lichtung im Iringou-Galeriewald. Hier fanden wir die meisten Nester des Schaufelnasenfrosches.

Tabelle 2: Eimengen, -größen und Ovariengewichte sezierter *Hemisus marmoratus*-Weibchen. Die Eier von Weibchen 26 und 27 waren ablagereif, die von 31 nur wenig entwickelt.

Nr.	Eizahlen/Ovar links	Eizahlen/Ovar rechts	Ovariengewicht (g)	Eidurchmesser (mm)
26	0	222	1.518	2.4
27	63	106	—	2.5
31	150	140	0.102	0.3—0.4

Gelege, Ablageorte und Ablagezeitpunkte

Wir fanden in elf ca. 5 cm großen Brutkammern (Tab. 3) zwischen 88 und 242 Eier oder Larven. Die Eier aller Gelege waren zu einem rundlichen Gebilde von 3—4 cm Durchmesser verklebt. Die Durchmesser der unpigmentierten Eier schwankten zwischen 4,9—7,3 mm (Tab. 3). Die Eizahlen sezierter Weibchen (Tab. 2) lagen etwas über den in den Nestern gezählten. Dabei konnten beide Uteri nahezu gleichviel oder unterschiedlich viele ablagereifen Eier enthalten. In einem Fall enthielt nur ein Uterus Eier (Nr. 26). Die Eier in den Nestern 1, 8 und 12 waren von nicht entwickelten Eiern umgeben. Die eingetrocknete Eigallerte bildete eine pergamentartige Hülle. Bei Nest Nr. 6 war die Hülle von schaumartiger Konsistenz.

Tabelle 3: Ei- (E) und Larvenzahlen (L) sowie Durchmesser aufgequollener Eier von *Hemisus marmoratus.*

Nest-Nr.	Eianzahl/Larvenzahl	Eidurchmesser (mm)
1	242 (L)	4.96—5.03
2	144 (L)	
3	150 (L)	
4	200 (L)	
5	88 (L)	
6	ca. 200 (E)	5.5—7.3
7	ca. 200 (E)	
8	ca. 200 (E)	
9	ca. 200 (E)	
10	141 (L)	
12	230 (E)	

Tabelle 4: Neststandorte von *Hemisus marmoratus* im Comoé-Park unter Angabe der Bodenbeschaffenheit, der Nesttiefe, der Entfernung zum Wasser, der Vegetationsdichte am Nestplatz und des Lebensraumes. Die Nester 1 und 12 wurden in Gefangenschaft angelegt. Sav. = Savanne, W. = Wald, Wann. = Wanne, Li. = Waldlichtung, — = keine Vegetation, + = wenig Veg., + + = mäßig dichte Veg., + + + = Nestumgebung dicht bewachsen.

Nest Nr.	unter Stamm	Boden	Tiefe (cm)	Entfernung Wasser (m)	Vegetation	Sav./W./ Li.
1	—	Lehm	3—4	0,2	—	Wann.
2	+	Lehm	—	100	—	W.
3	+	Lehm	—	100	+ +	Li.
4	+	Lehm	—	100	+	W.
5	+	Lehm	—	100	+	W.
6	+	Lehm	—	3	—	W.
7	+	Lehm	3	1,5	+	W.
8	+	Lehm	—	100	+	Li.
9	+	Lehm	—	50	+ + +	Li.
10	+	Lehm	—	50	+ +	Li.
11	—	Sand	30	5	—	Sav.
12	—	Lehm	3—4	0,2	—	Wann.

Die 10 natürlichen Brutkammern (Tab. 4) fanden wir alle in 1,5 bis 100 m Entfernung vom nächsten Gewässer. Nur eine davon (Nr. 11) fanden wir bereits Ende Februar, die meisten Kammern wurden Mitte/Ende Juni am Rand einer Lichtung im Galeriewald gefunden (Abb. 2). Die Nester 2—10 lagen relativ kühl. Sie wiesen bei einer exemplarischen Messung gegenüber der Lufttemperatur von 27,1° C eine Temperatur von 25,8° C auf. Die Luftfeuchte in den Nestern betrug nahezu 100 %.

Die Kammern befanden sich direkt unter aufliegenden Baumstämmen oder wenige Zentimeter darunter. Lediglich Nest 11 fanden wir 30 cm unter der Erdoberfläche. Im Gegensatz zu 2—10 war es in der Savanne im Sand angelegt. In sämtlichen Brutkammern saßen Weibchen auf den Eiern oder Larven. Männchen konnten wir in den Kammern nicht beobachten, nur eines fanden wir 5 cm unter Nest 9 in einer eigenen Kammer sitzend.

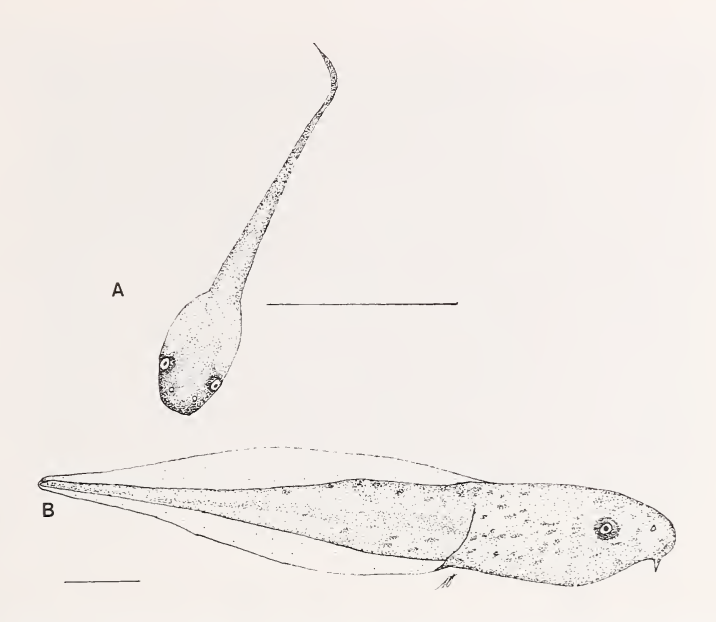


Abb. 3: A: frisch geschlüpfte *Hemisus marmoratus*-Larve. B: Quappe ca. 2 Wochen nach Verlassen der Brutkammer. Die Maßstriche entsprechen jeweils 5 mm.

Entwicklung im Nest

Da uns in keinem Fall der Zeitpunkt der Befruchtung bekannt war, können wir keine genauen Angaben über die Dauer der Embryonalentwicklung bis zum Schlupf machen. Zwischen dem Fund der Eier und dem Schlupf der Larven vergingen 3 bis 6 Tage (Tab. 6). Die komplette Embryonalentwicklung dürfte etwas länger dauern.

Schlüpfende Kaulquappen waren durchschnittlich 11,1 (±0,4) mm lang (Tab. 7). Im Gegensatz zu älteren, freischwimmenden, etwas gedrungen wirkenden Larven sind die Nest-Stadien von sehr schlanker Gestalt (Abb.3). Frisch geschlüpfte Tiere hatten bereits keine Außenkiemen mehr (s. a. Bles 1907, Wager 1986). Ein Mundfeld war zu diesem Zeitpunkt noch nicht ausgebildet. Die von Wager (1986) beschriebene intensiv duchblutete Ventralfläche, der er respiratorische Eigenschaften zuschreibt, konnten wir nie beobachten. Die Hornkiefer differenzierten sich wenige Tage nach dem Schlupf. Waren zusätzlich bereits einige Zähnchenreihen vorhanden, konnten die Quappen Nahrung aufnehmen. Die den Nestern vorzeitig entnommenen Tiere (Nester 1 u. 8) konnten sofort im Wasser überleben. Bis zur Ausbildung des Mundfeldes ernährten sie sich von ihren Dotterreserven. Im Nest verbliebene Quappen entwickelten sich langsamer als ihre zu Vergleichszwecken separat aufgezogenen Geschwister. So hatten Nesttiere nach 7 Tagen folgende Mundfeldformel:

$$\frac{\begin{matrix}1\\1+1\end{matrix}}{\begin{matrix}1+1\\2\end{matrix}}$$

Die im Aquarium aufgezogenen Geschwister besaßen zu diesem Zeitpunkt bereits das vollständige Mundfeld:

$$\frac{\begin{matrix}1\\4+4\end{matrix}}{4}$$

Die längsten von uns beobachteten Zeiten vom Schlupf bis zum Verlassen des Nestes betrugen 18, 19 und 66 Tage (Tab. 5). Die Kaulquappen waren in den beiden ersten Fällen noch wohlgenährt. In Nest 6 ertranken sie während eines schweren Regenfalls. In Nest 9 waren nach den 66 Tagen nur noch 10 tote Larven im Nest. Fünf abgezehrt wirkende Kaulquappen fanden wir im Wasser.

Tabelle 5: Aufenthaltsdauer der *Hermisus*-Larven im Nest von der ersten Beobachtung bis zum Verlassen des Nestes oder dem Tod der Larven (siehe auch Text). Zur Anzahl der Larven und Eier siehe Tab. 3.

Nest-Nr.	1. Beob.	Larv.	Eier	Larven verendet	Nest verlassen	Dauer (Tagen)
1	8. 5. 1992	—	+	—	27. 5. 1992	19
2	24. 6. 1992	+	—	25. 6. 1992	—	—
3	24. 6. 1992	+	—	25. 6. 1992	—	—
4	24. 6. 1992	+	—	2. 7. 1992	—	—
5	25. 6. 1992	+	—	3. 7. 1992	—	—
6	25. 6. 1992	—	+	16. 7. 1992	—	21
8	7. 5. 1993	—	+	18. 5. 1993	—	11
9	16. 6. 1993	—	+	—	20. 8. 1993	66
10	16. 6. 1993	+	—	19. 6. 1993	—	3
12	22. 4. 1993	—	+	27. 4. 1993	—	—

Mütterliches Verhalten während der Brutpflege und Larvenabwanderung

1992 konnten wir beobachten, wie ein Weibchen (Nest 1) aktiv versuchte, einen Teelöffel abzudrängen, mit dem wir die Quappen erreichen wollten. Es blies sich auf und verschloß Spalten zwischen sich und der Kammerwand. Die Larven wurden so vollständig abgedeckt. Wir konnten diese Reaktion mehrfach hintereinander provozieren und mit Videoaufnahmen dokumentieren. Nach dem Öffnen der Nester verschwanden an Flanken und Rücken des Weibchens haftende Quappen (Abb. 4, siehe auch Bles 1907, Bourquin 1985) immer schnell unter der sich aufblasenden Mutter. Das Weibchen aus Nest Nr. 9 zeigte diese Verhaltensweisen am Ende seiner „Brutphase" nicht mehr.

Die Meßergebnisse separat ohne Fütterung aufgezogener bzw. bei der Mutter belassener Larven sind in Tab. 7 und Abb. 5 dargestellt. Dabei zeigte sich, daß die in der Kammer verbliebenen Tiere im Wachstum hinter ihren Geschwistern zurückblieben. Die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit konnte auch anhand des verschieden starken Dotterverbrauches festgestellt werden. Im Nest 8 hatten die Quappen auch 5 Tage nach dem Schlupf noch ihren Dottersack, während ihre Geschwister im Aquarium diesen bereits vollständig aufgebraucht hatten. Larven, deren Mütter entnommen wurden oder nach der Störung das Nest verließen, vertrockneten entweder (Nest 2 und 5) oder wurden von Ameisen gefressen (Nest 3 und 4).

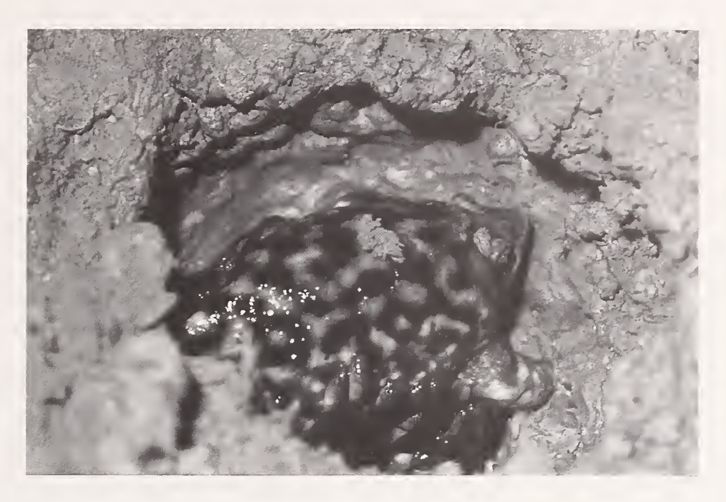


Abb. 4: Am Muttertier festgesaugte Kaulquappen.

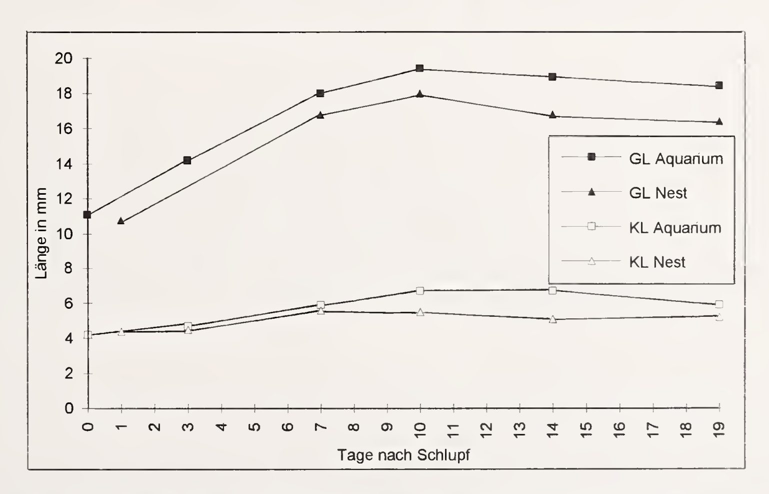


Abb. 5: Wachstum der aus Nest 1 entnommenen bzw. bei der Mutter belassenen Quappen. KL = Körperlänge, GL = Gesamtlänge, siehe auch Text.

Als die Larven in Nest 1 ihre Brutkammer verließen, fanden wir eine Öffnung zur Oberfläche, an die sich eine zum Gewässer führende Rutsche anschloß. Im Wasserteil schwammen nur etwa ¾ der Larven (180). Die übrigen Tiere (62) waren alle sehr agil, schafften es aber auch nach künstlichem Überfluten der Kammer nicht, diese zu verlassen. Auffallend war, daß die in der Kammer verbliebenen Quappen fast ausnahmslos kleiner (13,4—17,2 cm, $\overline{x}$ = 15,2 ±1,1, N = 10) waren als die, die das Wasser erreichten (16,7—18,1 cm, $\overline{x}$ = 17,5 ±0,6, N = 10).

Larvalhabitate und Entwicklung im Gewässer

Larven erschienen sofort nach den ersten stärkeren Regenfällen, wenn die Tümpel erstmalig Wasser führten. Die Laichzeit beschränkte sich nicht auf den Beginn der

Tabelle 6: Mindestdauer bis zum Schlupf der *Hemisus marmoratus*-Larven, * = rufende Männchen hörten wir hier in den Wannen erstmalig am 5. 5. nach dem künstlichen Beregnen der Wanne.

Nest-Nr.	Gefunden	Geschlüpft	Dauer (Tage)
1	8. 5. 1992	8. 5. 1992	(3)*
6	25. 6. 1992	28. 6. 1992	3
8	7. 5. 1993	13. 5. 1993	6
9	16. 6. 1993	22. 6. 1993	6

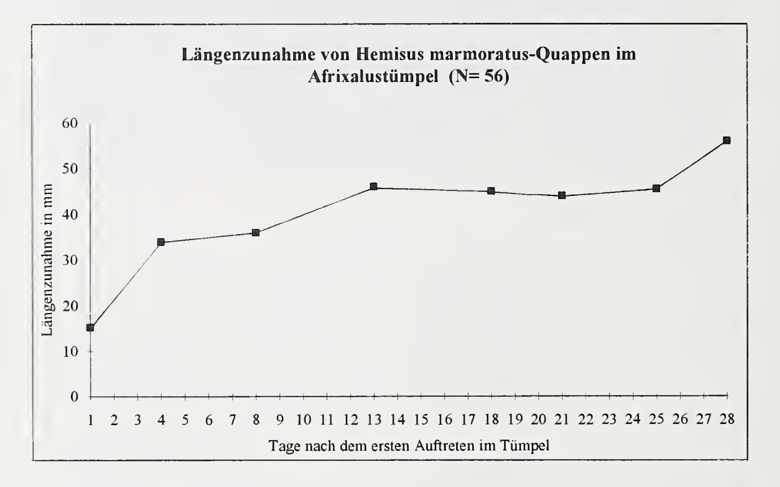


Abb. 6: Längenzunahme von *Hemisus*-Quappen im Afrixalustümpel vom 23. 4.—20. 5. 1992. Der letzte Wert entspricht der größten von uns vermessenen Larve. Zu diesem Zeitpunkt metamorphosierten sich die letzten Tiere.

Regenzeit. So fanden wir z. B. 1992 ganz junge Larven am 23. 4., 13. 5., 19. 5., 28. 5., 29. 5., 30. 5., 21. 6., 25. 6., 4. 8. und 24. 8.

Die Kaulquappen des Schaufelnasenfrosches konnten wir in allen Stillgewässern von einem bis mehreren hundert m² Oberfläche von der offenen Savanne bis in den dichten Galeriewald finden. Selbst in nur periodisch wasserführenden Bachläufen fanden wir häufig *Hemisus*-Larven. Von Bedeutung waren Larvenfunde in zwei künstlich angelegten Beton- und Folientümpeln sowie in einem flachen Tümpel mit felsigem Untergrund.

Nach Bles (1907) zeigen *Hemisus*-Larven, bis auf eine anfängliche terrestrische Phase, eine für Kaulquappen normale Entwicklung (Kategorie II.D 12 oder II.D 14 nach Duellman & Trueb 1986), d. h. sie verbringen ihr Leben bis zur Metamorphose fressend in einem Gewässer.

Abb. 6 zeigt die Längenzunahme von regelmäßig aus einem unserer Untersuchungsgewässer entnommenen *Hemisus*-Larven. Als der Tümpel 1992 das erste Mal im Jahr Wasser führte, waren bereits einen Tag später die ersten Larven zu finden. Bei einer Gesamtlänge (GL) von 16 mm entfielen 6,2 mm auf den Körper (KL). In

den ersten 8—10 Tagen war die Längenzunahme am größten. Hinterbeine entwickelten sich ab einer GL von 42—45 mm. Die Metamorphose setzte bei etwa 16 mm KL und 46 mm GL ein. Die größte von uns vermessene Larve hat bei einer GL von 56 mm eine KL von 20 mm. Unsere ersten Jungfrösche beobachteten wir 3 bis 4 Wochen nach dem Auftauchen von Larven. Die metamorphosierten Jungfrösche maßen zwischen 12 und 19 mm.

Auffallend ist das farbliche Anpassungsvermögen der Kaulquappen. Während sie in vegetationsreichen klaren Tümpeln fast schwarz sind, findet man in lehmig trübem Wasser nahezu weiße Larven, die sich aber innerhalb kürzester Zeit (<1 min) dunkel verfärben können.

Diskussion

Biometrische Daten

Die Körperlängen unserer Tiere stimmen weitgehend mit den Werten von Stewart (1967), Laurent (1972), Obst et al. (1984), Poynton & Broadley (1985) und Wager (1986) überein. Die von Perret (1966) und Barbault (1974a, b) gemeldeten größeren Tiere dürften nach den geographischen Angaben von Frost (1985) und den Größenangaben von Laurent (1972) und Zug (1987) zu *H. guineensis* gehören.

Nahrung

Aus Sektionsbefunden und Verhaltensbeobachtungen schließen wir, daß es sich bei *H. marmoratus* um einen Nahrungsspezialisten handelt. Wie wir fand auch Barbault (1974a) ausschließlich Ameisen und Termiten im Verdauungstrakt sezierter *H. marmoratus*. Wager (1986) und Lambiris (1989) geben allgemein unterirdisch lebende Insekten als Nahrung an. Necas (mündl. Mitt.) fand in Äthiopien bei 20 untersuchten *H. marmoratus* nur Ameisen im Verdauungstrakt. Von gefressenen Würmern berichten Walker (1968) und Wager (1986). Walker bezieht sich dabei jedoch auf Gefangenschaftsbeobachtungen.

Lebensraum

Nach unseren Fundorten ist *H. marmoratus* eine vorwiegend in der Savanne lebende Art, die aber auch in den angrenzenden Wäldern nachgewiesen werden konnte. Ähnliches beschreiben Schiotz (1963), Lamotte (1966, 1976), Walker (1968), Loveridge (1976), Lanza (1978), Lamotte (1983), Wager (1986) und Hughes (1988). Dabei soll der Schaufelnasenfrosch feuchte Böden bevorzugen (Walker 1968, Van Dijk 1982, Poynton & Broadley 1985). Die häufig unterirdischen Fundstellen deuten auf eine versteckte Lebensweise hin. Ob die Tiere auch subterran aktiv sind (z. B. Wager 1986, Lamotte 1983, Duellman & Trueb 1986), ist unserer Meinung nach wahrscheinlich, aber nicht geklärt.

Eizahlen und Entwicklung

Da die Eizahlen sezierter Weibchen über den in den Nestern gezählten Ei- und Larvenzahlen liegen, nehmen wir an, daß zumindest manchmal nur die Eier aus einem Uterus abgelegt werden. Hierfür spricht auch die Beobachtung an Nr. 14, bei der wir nur in einem Uterus Eier fanden. Das Splitten der Gesamteizahl auf mehrere Laichaktionen könnte insbesondere im Zusammenhang mit der potentiellen Austrocknungsgefahr von Savannengewässern zur Risikostreuung beitragen. Mehrfaches Laichen setzt dabei das Risiko des Verlustes des gesamten Nachwuchses herab. Je

Tabelle 7: Vergleich der Larvalentwicklung von *Hemisus marmoratus* im Nest und im Aquarium (ohne Fütterung). Oben = Nest 1, unten = Nest 8, T = Tage nach Schlupf, GL = Gesamtlänge, KL = Rumpflänge, Längen in mm, Gewicht in g, wenn nicht anders vermerkt, ist N = 3; siehe auch Abb. 5.

T	Nest		Aquarium	
	GL	KL	GL	KL
0	$\bar{x}$=11.1 ±0.4 (10.8—11.6)	$\bar{x}$=4.2 ±0.2 (3.9—4.4)	$\bar{x}$=11.1 ±0.4 (10.8—11.6)	$\bar{x}$=4.2 ±0.2 (3.9—4.4)
1	$\bar{x}$=10.8 ±0.2 (10.6—11.1)	$\bar{x}$=4.4 ±0.1 (4.2—4.5)	—	—
3	$\bar{x}$=14.2 ±0.3 (13.3—14.6)	$\bar{x}$=4.5 ±0.2 (4.2—4.8)	$\bar{x}$=14.2 ±0.7 (13.4—15)	$\bar{x}$=4.7 ±0.1 (4.6—4.7)
7	$\bar{x}$=16.8 ±0.7 (16.1—17.8)	$\bar{x}$=5.6 ±0.4 (5.2—6)	$\bar{x}$=18 ±0.6 (17.4—18.8)	$\bar{x}$=5.9 ±0.2 (5.6—6.1)
10	$\bar{x}$=18 ±0.4 (17.7—18.6)	$\bar{x}$=5.5 ±0.2 (5.3—5.8)	$\bar{x}$=19.4 ±0.2 (19.2—19.8)	$\bar{x}$=6.7 ±0 (6.7)
14	$\bar{x}$=16.8 ±1.4 (15.1—18)	$\bar{x}$=5.1 ±0.2 (5—5.4)	$\bar{x}$=18.9 ±0.3 (18.6—19.2)	$\bar{x}$=6.7 ±0.2 (6.5—6.8)
19	$\bar{x}$=16.4 ±1.4. N=20 (13.4—18.1)	$\bar{x}$=5.2 ±0.5. N=20 (4.1—5.9)	$\bar{x}$=18.4 ±0.4 (18—18.7)	$\bar{x}$=5.9 ±0.2 (6.5—6.8)
T	Nest		Aquarium	
	GL	Gewicht	GL	Gewicht
0	$\bar{x}$=11.44 ±0.6. N=5 (10.3—12.2)	0.016. N=1	—	—
3	$\bar{x}$=14.2 ±0.3. N=5 (13.8—14.5)	$\bar{x}$=0.016 ±0.002. N=5 (0.014—0.018)	$\bar{x}$=14.5 ±0.7 (13.8—15.1)	$\bar{x}$=0.07 ±0.03 (0.06—0.07)
5	$\bar{x}$=16.6 ±0.5. N=5 (16—17.1)	$\bar{x}$=0.023 ±0. N=5 (0.02)	$\bar{x}$=17.7 ±1.3. N=6 (16.5—20.3)	$\bar{x}$=0.05 ±0.01. N=6 (0.04—0.07)

später ein zweites Mal gelaicht wird, desto größer dürfte jedoch das Prädationsrisiko sein. Dieses könnte aber generell durch die Verlagerung junger Stadien auf terrestrische Brutkammern und deren Bewachung durch die Weibchen herabgesetzt sein. Die Gefahr, daß mit Ende der Regenzeit die Metamorphose nicht erreicht werden kann, wird so allerdings nicht gemindert.

Wager (1986) beobachtete ähnliche Eizahlen wie wir. Auch er berichtet von Eiern ohne Entwicklung, die das Gelege als Hülle bis zum Schlupf der Quappen umgeben. Diese verringern vermutlich die Austrocknungsgefahr (vgl. auch Stewart 1967). Budgett (in Bles 1907) glaubte, daß die äußeren Eier ein Nest bilden, in dessen Zentrum sich die geschlüpften Larven befinden. Dieses Nest soll vom Muttertier mit Blasenwasser gefüllt werden. Nach unseren Beobachtungen trifft dies nicht zu. Nach dem Schlupf versammeln sich die Quappen um und auf der Mutter.

Die von uns beobachtete Mindestzeit bis zum Schlupf der Larven aus dem Ei liegt mit 3—6 Tagen im Rahmen der Literaturangaben (4 Tage Bles 1907, 8—10 Tage Wager 1986, 10—12 Tage Passmore & Carruthers 1979). Da wir den genauen Ablaichtermin in keinem der Fälle kennen, vergehen vermutlich mehr als 3—6 Tage von der Ablage bis zum Schlupf der Quappen.

Frisch geschlüpfte Larven waren bei uns geringfügig größer als von Stewart (1967) vermessene.

Die maximale Verweildauer der Quappen im Nest wird mit 10 (Duellman & Trueb 1986) und 17 Tagen (Wager 1986) angegeben. Die Tiere wirkten dann zwar abgezehrt, erholten sich jedoch. In den von uns beobachteten Fällen waren die Larven nach 18 bzw. 19 Tagen noch wohlgenährt. Selbst nach 66 Tagen fanden sich noch lebende Kaulquappen im Nest.

Die weitere Entwicklung entspricht der von Bles (1907) und Wager (1986) geschilderten.

Mit Metamorphosegrößen von 12—19 mm und Entwicklungszeiten von 3 bis 4 Wochen gingen die jungen *Hemisus* des Comoé-Parks wesentlich kleiner und früher an Land als in Ostafrika, wo Stewart (1967) nach 6 Wochen umgewandelte Tiere fand. Loveridge (1942) maß in Ostafrika 22—23 mm.

Farbwechselvermögen

Das Farbwechselvermögen der Quappen betrachten wir als Anpassung an die sich schnell ändernden Sichtverhältnisse in den ephemeren Tümpeln. Durch Regen oder suhlende Großsäuger können klare Gewässer innerhalb von Minuten trüb werden. Die häufig Luftsauerstoff aufnehmenden Quappen sind dunkel gefärbt in klarem und weiß in trübem Wasser vermutlich besser vor den vielen Räubern (z. B. Wasserinsekten, Jagdspinnen, Fischen, Schildkröten, Reihern, Eisvögeln usw.) geschützt.

Mechanismen zur Überwindung der Strecke Nest—Gewässer

Nach unseren Ergebnissen scheint die Methode, mit der die Quappen das Nest verlassen und ins Gewässer gelangen, wesentlich flexibler zu sein, als in der Literatur angegeben. Wager (1929, 1986) beschreibt unterirdische Brutkammern (Abb. 1), in denen die Larven des Frosches außerhalb des Wassers schlüpfen und dann durch einen vom Muttertier ins Nachbargewässer gegrabenen Gang ihr Entwicklungsgewässer erreichen sollen. Bereits 1900 beobachtete Budgett (in Bles 1907) Quappen auf dem Rücken eines im Nest sitzenden *Hemisus*-Weibchens (Abb. 4). Er vermutet deshalb, daß die Quappen getragen würden. Seine Beobachtungen blieben aber genauso unberücksichtigt wie Arbeiten von Van Dijk (1985) und Bourquin (1985). Van Dijk weist darauf hin, daß Wager (1929) das Graben eines Tunnels zuerst nur als Scenario und erst in späteren Arbeiten als Tatsache beschrieben hat. Auf den Tunnelbau schloß Wager aufgrund weiterer Gänge, die er in der Nähe von Brutkammern freilegte. Solche Gänge beobachteten wir nie. Van Dijk (1985) hält Tunnelbau an seinen Fundorten für wenig wahrscheinlich. Er beschreibt flach auslaufende Ufer der Savannentümpel. Soll die Brutkammer über dem Wasser liegen, wären grundsätzlich lange Gänge nötig. Dies trifft auch auf die meisten Gewässer des Comoé-Parks zu. Die „Tunnelstrategie" scheint nur bei steil zum Tümpel abfallenden Ufern sinnvoll zu sein. Bourquin (1985) beobachtete Quappen und Eier auf dem Rücken eines Weibchens.

Das Tragen von Quappen ist ein bei Froschlurchen weitverbreitetes Phänomen (Wells 1977, Duellman & Trueb 1986). Besondere morphologische Anpassungen der Quappen zum Festhalten sind dabei nicht notwendig (Inger & Varis 1986). Amiet (1991) hält diese „ethologische Nische" bei afrikanischen Anuren für unbesetzt.

Folgende Beobachtungen stützen unsere Annahme, daß die Weibchen von *H. marmoratus* in der Lage sind, ihre Quappen zum Gewässer zu tragen:

— Die von uns gefundenen Brutkammern waren bis zu 100 Meter vom nächsten Gewässer entfernt, während Wager (1986) die Nester in unmittelbarer Gewässernähe fand.
— Wie Budgett (Bles 1907) und Bourquin (1985) beobachteten auch wir in den Nestern häufig, daß Quappen auf dem Rücken oder den Flanken ihrer Mutter festgesaugt waren (Abb. 4). Demnach scheinen sie in der Lage zu sein, sich an den Flanken des Weibchens festzuhalten.
— Wir konnten sowohl in künstlich angelegten Kleinstgewässern aus Beton und Plastikfolie als auch in natürlichen Felsentümpeln *H. marmoratus*-Quappen nachweisen. Ein Tunnelbau ist hierbei ausgeschlossen. Bei den künstlichen Gewässern ist zudem durch einen überstehenden Rand ein passives Einschwemmen der Larven nach starken Regenfällen nicht möglich.

Der von Wager (1986) postulierte Tunnelbau konnte von uns nicht bestätigt werden. Wir fanden jedoch bei Nest 1 eine oberflächliche „Rutsche", die vom Weibchen angelegt wurde und über die sich die Quappen schlängelnd ins Gewässer bewegen. Ähnliches filmte Alan Root in Ostafrika („Das Lied der Frösche", ORF und WDR). Als weitere Möglichkeiten kämen in Betracht, daß die Larven auch oberflächlich eingeschwemmt oder Nester am Grund zukünftiger Gewässer angelegt werden. Letzteres wurde von Lee (1967) für die australischen *Heleioporus*-Arten beschrieben. Für ein derartiges Verhalten haben wir aber bisher keine Hinweise. Vermutlich verfolgen die Schaufelnasenfrösche je nach Habitatparametern, wie Uferbeschaffenheit und Wasserstand, verschiedene Strategien.

In Nest 1 erreichten nach Aufbrechen der Brutkammer durch das Weibchen nur ¾ der Tiere den Wasserteil. Die im Nest verbliebenen Larven waren kleiner als ihre Geschwister. Ein Ausschwemmen der Larven durch künstliches Überfluten gelang nicht, obwohl sie äußerst agil waren. Evtl. erreichen unter ungünstigen Bedingungen nur die kräftigsten Tiere eines Geleges das freie Wasser.

Funktionen des Weibchens bei der Brutpflege

Neben der von Wager (1986) postulierten Grabtätigkeit des Weibchens, die den Quappen den Zugang zum Tümpel ermöglichen soll (Stewart 1967, Duellman & Trueb 1986, Amiet 1991), nehmen Duellman & Trueb (1986) und Budgett (Bless 1907) auch eine mögliche Wasserversorgung der Eier durch die Mutter an. Stewart (1967) schreibt dies den Eihüllen zu, begründet ihre Vermutung aber nicht näher.

Daß das Muttertier zum Schutz gegen Prädatoren beitragen könnte, wird von Amiet (1991) bestritten. Aus unseren Beobachtungen folgern wir, daß das Muttertier neben dem Transport der Quappen ins Gewässer auch zur Wasserversorgung der Larven und Eier sowie zur Abwehr von Feinden wichtig ist. Die Weibchen versuchten aktiv, ihre Quappen gegen Eindringlinge abzuschirmen. Die Larven von Gelegen ohne Muttertier wurden entweder in kürzester Zeit von Ameisen gefressen oder vertrockneten. Zur Wasserversorgung der Larven reicht allerdings auch ein feuchtes Schaumstoffstück (Nest 8) aus. Inwieweit vom Weibchen zusätzlich bakterizide und fungizide Stoffe zum Schutz der Eier und Larven abgegeben werden, konnten wir nicht überprüfen.

Die von Budgett (Bles 1907) beschriebene intensiv durchblutete Ventralfläche der „brütenden" Weibchen beobachteten wir nicht.

Wir fanden bereits nach dem ersten stärkeren Regenfall, bei dem die Savannentümpel gefüllt wurden, größere *H. marmoratus*-Quappen im Gewässer. Diese Strategie bringt den Larven im Wachstums-Wettlauf mit aquatischen Prädatoren und anderen Anurenlarven wesentliche Vorteile. Ähnliches berichtet Aichinger (1991) von verschiedenen Pfeilgiftfröschen, die ihre großen Quappen mit dem ersten Regen ins Gewässer tragen. Den gleichen Effekt erreichen die australischen *Heleioporus*-Arten (Lee 1967), die mit beginnender Regenzeit im zukünftigen Gewässergrund unterirdische, offene Brutkammern anlegen, in denen sie ihre Schaumnester deponieren. Mit dem Füllen der Tümpel gelangen auch die Quappen ins Wasser.

Da die Quappen bereits kurz nach dem Schlupf im Tümpel überleben können, glauben wir, daß die im Nest verbrachte Zeit weniger vom Entwicklungszustand der Quappen als von äußeren Faktoren, wie z. B. Regenfällen, bestimmt wird. Das langsamere Aufbrauchen des Dottervorrates im Nest kann als Anpassung an die teilweise langen Verweildauern bei anhaltenden Trockenperioden betrachtet werden. Da die Verweildauer nicht festgelegt ist, sind flexible Reaktionen der Frösche auf die unkalkulierbaren Niederschläge in der Savanne möglich. Die bereits oben angesprochenen *Heleioporus*-Arten können ihre Entwicklung im Nest bei Wassermangel ebenfalls verzögern. Sie bleiben etwa 2—3 Wochen im Trockenen, ehe die Kammern überflutet werden (Lee 1967).

Dank

Wir danken vor allem Herrn Prof. Dr. K. E. Linsenmair (Würzburg), der uns den Aufenthalt in der Côte d'Ivoire ermöglichte, uns jederzeit mit wichtigen Informationen versorgte und eine frühere Fassung des Manuskripts Korrektur las. Wichtige Anregungen gaben uns außerdem Dr. D. Mahsberg (Würzburg) und Dr. A. Martens (Braunschweig). Frau J. Korb (Würzburg) übernahm die Bestimmung der Termiten. Herrn P. Necas (Brno, Tschechien) danken wir für seine Beobachtungen zur Nahrung äthiopischer Schaufelnasenfrösche. Ohne P. K. Yao, K. Kouadio und J. Seydou (Comoé-Nationalpark) wäre das Leben und Arbeiten im Camp wesentlich weniger angenehm gewesen. Diese Arbeit wurde mit Mitteln der Volkswagen-Stiftung (Az I/64 102, MOR, CB), des Schwerpunktes der DFG „Mechanismen zur Aufrechterhaltung tropischer Diversität" (KG) und des SFB 251 (MS) unterstützt.

Zusammenfassung

Die Nester von *H. marmoratus* werden teilweise schon vor der eigentlichen Regenzeit angelegt. Die *Hemisus*-Larven können so als erste Kaulquappen im Gewässer erscheinen. Sie haben damit sowohl anderen Kaulquappen als auch Prädatoren gegenüber einen Wachstumsvorteil. Die Verweildauer der Larven in den Nestern ist sehr variabel und kann in Ausnahmesituationen über 60 Tage betragen. *H. marmoratus* kann so direkt auf die unkalkulierbaren Regenfälle reagieren. Unsere Beobachtungen sprechen dafür, daß die Larven nicht nur, wie in der Literatur beschrieben, über unterirdische Tunnel die Gewässer erreichen, sondern daß Quappen sowohl vom Muttertier getragen werden als auch über eine oberflächliche Rutsche das Wasser erreichen können. Wir vermuten, daß bei stärkeren Regenfällen Larven möglicherweise aus den Nestern geschwemmt und oberflächlich in die Gewässer gespült werden. Auch das Anlegen von Brutkammern am Grund zukünftiger Tümpel halten wir für möglich. Mit der Verlegung der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung in terrestrische Brutkammern könnte *H. marmoratus* auch bei fortgeschrittener Regenzeit das Prädationsrisiko junger Stadien herabsetzen. Die Entwicklungsstrategie von *H. marmoratus* kann als spezifische Anpassung an die saisonalen Klimaverhältnisse seines tropischen Lebensraumes betrachtet werden. *H. marmoratus* zeichnet sich damit durch eine Problemlösung aus, die innerhalb der artenreichen Anurengemeinschaft seines Savannenhabitats einzigartig ist.

Literatur

Aichinger, M. (1991): Tadpole transport in relation to rainfall, fecundity and body size in five species of poison-dart frogs from Amazonian Peru. — Amphibia — Reptilia 12: 49—55.

Amiet, J.-L. (1989): Quelques aspects de la biologie des amphibiens anoures du Cameroun. — Ann. Biol. 28: 6—136.

Amiet, J.-L. (1991): Images d'amphibiens camerounais. III. Le comportement de garde des oeufs. — Alytes 9: 15—22.

Barbault, R. (1974a): Le régime alimentaire des amphibiens de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). — Bulletin de I. F. A. N. sér. A, 36: 952—972.

Barbault, R. (1974b): Observations écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Structure de l'herpétocénose. — Bull. Ecol. 5: 7—25.

Bles, J. (1907): Notes on anuran development; *Paludicola*, *Hemisus* and *Phyllomedusa*. — In: Kerr, J. G. (ed.): The Work of John Samuel Budgett, Cambridge Univ. Press, Cambridge: 443—458 + Taf. XXII—XXVII.

Bourquin, O. (1985): A note on *Hemisus marmoratum*, compiled from the narrative of D. J. Bourquin. — S. Afr. J. Sci. 81: 210.

Broadley, D. G. (1971): The reptiles and amphibians of Zambia. — The Puku 6: 1—143.

Duellman, W. E. (1993): Amphibian species of the world: additions and corrections. — Univ. Kans. Mus. Nat. Hist., spec. publ. 21: 1—372.

Duellman, W. E. & L. Trueb (1986): Biology of amphibians. — Mc Graw Hill Publ. Comp., New York, 670 S.

Frost, D. R. (ed.) (1985): Amphibian species of the world, a taxonomic and geographical reference. — The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, 732 S.

Frost, D. R. & J. M. Savage (1987): Gender of *Hemisus* and correct formation of the family-group name. — J. Herpetol. Ass. Afr. 33: 24.

Guibé, J. & M. Lamotte (1958): La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, XII. Batraciens (sauf *Arthroleptis*, *Phrynobatrachus* et *Hyperolius*). — Mem. de l'I. F. A. N. 53: 241—273.

Hughes, B. (1988): Herpetology in Ghana (West Africa). — Br. Herpetol. Soc. Bull. 25: 29—38.

Inger, R. F. & H. K. Varis (1986): Larval transport in a Bornean ranid frog. — Copeia 1986 (2): 523—525.

Joger, U. (1990): The herpetofauna of the Central African Republic, with description of a new species of *Rhinotyphlops* (Serpentes: Typhlopidae). — In: Peters, G. & R. Hutterer (eds.): Vertebrates in the tropics, Museum Alexander Koenig, Bonn, 85—102.

Kronberg (Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit) (1979): Gegenwärtiger Status der Comoé- und Tai-Nationalparks sowie des Azagny-Reservats und Vorschläge zu deren Erhaltung und Entwicklung zur Förderung des Tourismus. — PN: 73.2085.6, Band II: Comoé-Nationalpark, Teil 1: Bestandsaufnahme der ökologischen und biologischen Verhältnisse, 236 S.

Lambiris, A. J. L. (1989): The frogs of Zimbabwe. — Museo Regionale di Science Naturali Torino, Monografia X, 247 S.

Lamotte, M. (1966): Types de répartition géographique de quelques batraciens dans l'Ouest africain. — Bulletin de I. F. A. N., sér. A, 28 (3): 1140—1148.

Lamotte, M. (1967): Les batraciens de la région de Gpakobo (Côte d'Ivoire). — Bulletin de I. F. A. N., sér. A, 29 (1): 218—294.

Lamotte, M. (1983): Amphibians in savanna ecosystems. — In: Boulière, F. (ed.): Ecosystems of the World 13, Tropical Savannas, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 313—323.

Lamotte, M. & J. Lescure (1977): Tendances adaptives a l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. — Terre Vie 31: 225—311.

Lanza, B. (1978): On some new or interesting East African amphibians and reptiles. — Monit. Zool. Ital., N. S. Suppl. 14: 229—297.

Laurent, R. F. (1972): Tentative revision of the genus *Hemisus* Günther. — Annls Mus. r. Afrique cent. 194: 1—67.

Lee, A. K. (1967): Studies in Australian Amphibia, II. Taxonomy, ecology, and evolution of the genus *Heleioporus* Gray (Anura: Leptodactylidae). — Aust. J. Zool. 15: 367—439.

Loveridge, A. (1942): Scientific results of a fourth expedition to forested areas in East & Central Africa, V Amphibians. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 91: 375—443.

Loveridge, A. (1976): Strategies of water conservation in Southern African frogs. — Zoologica Africana 11: 319—333.

Mühlenberg, M. & B. Steinhauer (1981): Parc National de la Comoé, Guide touristique, Colordruck, Heidelberg, 45 S.

Obst, F. J., K. Richter & U. Jakob (1984): Lexikon der Terraristik und Herpetologie, Landbuch Verlag, Hannover, 466 S.

Passmore, N. I. & V. C. Carruthers (1979): South African frogs. — Witwatersrand University Press, Johannesburg, 270 S.

Perret, J.-L. (1966): Les amphibiens du Cameroun. — Zool. Jb. Syst. 8: 289—464.

Porembski, S. (1991): Beiträge zur Pflanzenwelt des Comoé-Nationalparks (Elfenbeinküste). — Natur und Museum, Frankfurt a. M. 121 (3): 61—83.

Poynton, J. C. & D. G. Broadley (1985): Amphibia Zambesiaca I. Scolecomorphidae, Pipidae, Microhylidae, Hemisidae, Arthroleptidae. — Ann. Natal Mus. 26: 503—553.

Salthe, S. N. & J. S. Mecham (1974): Reproductive and courtship patterns. — In: Lofts, B. (ed.): Physiology of the Amphibia, Vol. II, Academic Press, New York und London, 309—521.

Savage, J. M. (1973): The geographic distribution of frogs: Patterns and predations. — In: Vial, J. L. (ed.): Evolutionary biology of the anurans, Contemporary research on major problems, University of Missouri Press, 351—445.

Schiotz, A. (1963): The amphibians of Nigeria. — Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. 125: 1—101.

Schiotz, A. (1964): The voices of some West African amphibians. — Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren 127: 35—83.

Schiotz, A. (1967): The treefrogs (Rhacophoride) of West Africa. — Spolia zool. Mus. haum 25: 1—346.

Schiotz, A. (1969): The Amphibia of West Africa: A Review. — Niger. Fld. 34: 4—17.

Stewart, M. M. (1967): Amphibians of Malawi. — State University of New York Press, 164 S.

Van Dijk, D. E. (1982): Anuran distribution, rainfall and soils in Southern Africa. — S. Afr. J. Sci. 78: 401—406.

Van Dijk, D. E. (1985): *Hemisus marmoratum* adults reported to carry tadpoles. — S. Afr. J. Sci. 81: 209—210.

Wager, V. A. (1929): The breeding habits and life-histories of some of the Transvaal amphibia II. — Trans. R. Soc. S. Afr. 17: 125—135.

Wager, V. A. (1952): The Burrowing Frog (*Hemisus marmoratum*). — Afr. Wildlife 6 (4): 349—354.

Wager, V. A. (1958): The Spotted Burrowing Frog (*Hemisus guttatum*). — Afr. Wildlife 12 (3): 201—205.

Wager, V. A. (1965): A guide to South African frogs. — Central Press, Durban, 28 S.

Wager, V. A. (1986): Frogs of South Africa. — Delta Books, Durban, 183 S.

Walker, R. B. (1968): The amphibians of Zaria, in the northern Guinea savannah, Nigeria. — Copeia 1968 (1): 164—167.

Wells, K. D. (1977): The social behaviour of anuran amphibians. — Anim. Behav. 25: 666—693.

Zug, G. R. (1987): Amphibians and reptiles of the Outamba-Kilimi Region, Sierra Leone. — J. Herpetol. Ass. Afr. 33: 1—4.

Mark-Oliver Rödel, Marko Spieler, Karsten Grabow, Christoph Böckheler, Lehrstuhl Zoologie III, Am Hubland, D-97074 Würzburg.